

**ผลของการอดอาหารและการให้อาหารอีกครั้งต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรม  
ของเอนไซม์ย่อยอาหารและจุลกายวิภาคของระบบย่อยอาหารของปลา**

**Effect of Starvation and Re-Feeding on Alterations of Digestive Enzyme**

**Activity and Microanatomy of Digestive System of Fishes**

การุณ ทองประจุแก้ว<sup>1\*</sup> กนกวรรณ แสนสุวรรณ<sup>2</sup> และอุทัยวรรณ โกวิทวดี<sup>2</sup>

Karun Thongprajukaew<sup>1\*</sup> Kanokwan Sansuwan<sup>2</sup> and Uthaiwan Kovitvadi<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ภาควิชาวิทยาศาสตร์ประยุกต์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อ. หาดใหญ่ จ. สงขลา 90112

<sup>2</sup> ภาควิชาสัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ จ. กรุงเทพฯ 10900

**บทคัดย่อ**

การจัดการอาหารเป็นเครื่องมือที่สำคัญในการควบคุมคุณภาพการเจริญเติบโตของปลาในการเพาะเลี้ยงทั้งแบบกึ่งพัฒนาและแบบพัฒนา การให้อาหารอีกครั้งหลังจากอดอาหารเป็นวิธีการหนึ่งที่ใช้กระตุ้นการเจริญเติบโตของปลาได้อย่างมีประสิทธิภาพ กระบวนการนี้ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหารที่ทำหน้าที่สลายสารชีวโมเลกุลเพื่อให้ได้พลังงาน ได้แก่ เอนไซม์ย่อยคาร์โบไฮเดรต (อะไมเลส) ไขมัน (ไลเปส) และโปรตีน (เปปซิน ทริปซิน และไคโมทริปซิน) โดยการตอบสนองของเอนไซม์ดังกล่าวจะมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับช่วงอายุ ชนิดของปลาและความถี่ในการให้อาหาร รวมทั้งจะเกิดควบคู่กับการปรับตัวของเซลล์ในอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับการย่อยอาหาร โดยมีการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางจุลกายวิภาคของอวัยวะหลักที่ย่อยอาหาร (กระเพาะอาหารและลำไส้) อวัยวะช่วยย่อยอาหาร (ตับและตับอ่อน) และพฤติกรรมการกินอาหาร ดังนั้น การให้อาหารอีกครั้งหลังจากการอดอาหารในระยะเวลาที่เหมาะสมอาจเป็นทางเลือกหนึ่งที่จะช่วยเพิ่มประสิทธิภาพของเอนไซม์ย่อยอาหารของปลา ซึ่งจะส่งผลให้ปลามีการเจริญเติบโตที่ดีขึ้น

**คำสำคัญ:** การอดอาหาร, การให้อาหารอีกครั้ง, เอนไซม์ย่อยอาหาร, ระบบย่อยอาหาร, จุลกายวิภาค, ปลา

**Abstract**

Feeding management is an important tool for controlling fish growth quality under semi-intensive and intensive aquacultures. Re-feeding following a period of starvation is a recent method for successfully inducing compensatory growth in many fish species. This process enhances the alterations of digestive enzyme activities in hydrolyzing energetic biomolecules i.e. carbohydrate-digesting enzymes (amylase), lipid-digesting enzymes (lipase) and protein-digesting enzymes (pepsin, trypsin and chymotrypsin). Differences in enzymatic responses depend on stages and species of fish, and feeding frequencies. These occur concurrently with an adaptation of related digestive cells by altering microanatomy of main digestive organs (stomach and intestine) and accessory organs (liver and pancreas), and feeding performance. Therefore, re-feeding following

appropriate starvation time might be used as an alternative to increase efficiency of digestive enzymes resulting in better growth and development of the fish.

**Keywords:** Starvation, Re-feeding, Digestive enzyme, Digestive system, Microanatomy, Fish

## บทนำ

การจัดการอาหารสำหรับการเลี้ยงปลามีความสำคัญอย่างยิ่ง เนื่องจากอาหารเป็นต้นทุนผันแปรที่มีมูลค่าสูงในระบบการเลี้ยงทั้งแบบกึ่งพัฒนา (Semi-intensive system) และแบบพัฒนา (Intensive system) การจัดการอาหารที่ไม่เหมาะสมจะส่งผลให้ปลาไม่สามารถใช้ประโยชน์จากอาหารได้เต็มประสิทธิภาพ มีผลทำให้เกิดปัญหาน้ำเสียและโรคติดเชื้อ รวมทั้งต้นทุนในการผลิตมีค่าสูงขึ้น การศึกษาในปลาหลายชนิดพบว่า การให้ปลาขาดแคลนอาหาร (Food deprivation) หรืออดอาหาร (Starvation) และกลับมาให้อาหารอีกครั้ง (Re-feeding) ในระยะเวลาที่เหมาะสมจะช่วยให้ปลาเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว เพื่อชดเชยการขาดแคลนอาหารในช่วงที่ผ่านมา (Compensatory growth) ส่งผลให้มีการใช้ประโยชน์จากอาหารได้อย่างมีประสิทธิภาพ โดยไม่ทำให้คุณภาพซากเกิดการเปลี่ยนแปลง (Tian and Qin, 2004; Zhu *et al.*, 2004; Cho *et al.*, 2006; Tian *et al.*, 2010) นอกจากนี้ ยังช่วยกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหารให้มีค่าสูงขึ้น (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006; Chan *et al.*, 2008; Furné *et al.*, 2008)

การตอบสนองทางโภชนาการของปลาในภาวะที่อดอาหารนิยมศึกษาโดยใช้เอนไซม์ย่อยอาหาร (Digestive enzymes) เนื่องจากการเจริญเติบโตมีความสัมพันธ์อย่างมีนัยสำคัญกับการเพิ่มน้ำหนักของอวัยวะในระบบย่อยอาหาร (Thongprajukaew *et al.*, 2011) ซึ่งมีหน้าที่ย่อยและดูดซึมสารอาหารเพื่อใช้เป็นแหล่งพลังงาน เอนไซม์ย่อยอาหารที่นิยมศึกษามากเป็นกลุ่มที่ย่อยสารชีวโมเลกุลที่ให้พลังงาน (Energetic biomolecules) เป็นหลัก ได้แก่ แอลฟาอะไมเลส ( $\alpha$ -Amylase, EC 3.2.1.1) ไลเปส (Lipase, EC 3.1.1.3) เปปซิน (Pepsin, EC 3.4.23.1) ทริปซิน (Trypsin, EC 3.4.21.4) และโคโมทริปซิน (Chymotrypsin, EC 3.4.21.1)

การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ในภาวะที่ปลาอดอาหารทำให้เข้าใจเกี่ยวกับการตอบสนองทางสรีรวิทยาของการย่อยมากขึ้น การศึกษาค้นคว้าครั้งนี้เป็นการทบทวนวรรณกรรมเกี่ยวกับการอดอาหารของปลา ผลของการอดอาหารต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหาร ลักษณะทางจุลกายวิภาคของอวัยวะย่อยอาหาร และพฤติกรรมการกิน ตลอดจนการประยุกต์ใช้ความรู้ทางเอนไซม์เพื่อใช้ในการจัดการให้อาหารซึ่งจะมีประโยชน์ต่อการวางแผนเพื่อจัดการอาหารในระบบการเพาะเลี้ยงให้มีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น

### 1. การอดอาหารของปลา

การอดอาหารหรือขาดแคลนอาหารเป็นภาวะปกติของปลาในธรรมชาติ ปลาวัยอ่อนไม่กินอาหารในช่วงระยะเวลาสั้นก่อนเปิดปาก (Mouth opening) เนื่องจากสามารถสลายไข่แดง (Yolk degradation) มาใช้เป็นแหล่งพลังงานได้ อย่างไรก็ตาม หลังจากที่ปลาเริ่มกินอาหารได้แล้ว การขาดแคลนอาหารมักเกิดจากความ

กว้างของปากปลาไม่เหมาะสมกับขนาดของอาหาร นอกจากนี้ ปลาบางชนิดอาจกินอาหารได้ดีแต่ไม่สามารถย่อยได้ เนื่องจากพัฒนาการของระบบย่อยอาหารและการสร้างเอนไซม์ยังไม่สมบูรณ์ (Kolkovski, 2001) ดังนั้น การอดอาหารในช่วงที่ปลามีแหล่งพลังงานสำรองต่ำ และมีความสามารถในการย่อยและใช้ประโยชน์จากสารอาหารได้น้อยจึงเป็นสาเหตุสำคัญทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงด้านพฤติกรรม พัฒนาการ และโภชนาการของปลา ซึ่งส่งผลต่ออัตราการรอดและการเจริญเติบโต อย่างไรก็ตาม ความสามารถในการอยู่รอดในภาวะที่อดอาหารของปลาวัยนี้มักแตกต่างกันขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายประการ เช่น อายุ และขนาดของปลา โดยปลาที่มีอายุมากและขนาดใหญ่จะทนทานต่อการอดอาหารได้ดีกว่าปลาอายุน้อยและขนาดเล็ก (Miller *et al.*, 1988) หรือปลาที่ฟักจากไข่ที่มีคุณภาพดีมักทนทานต่อการอดอาหารได้ดีกว่าปลาที่ฟักจากไข่ที่มีคุณภาพต่ำ (Rana, 1985) เป็นต้น สำหรับการอดอาหารในปลาที่เติบโตแล้วอาจเกิดจากการขาดแคลนอาหารในบางฤดูกาล การจัดการอาหารของฟาร์ม เพื่อแก้ไขปัญหาหน้าเสีย หรือลดอัตราการตาย รวมถึงปรากฏการณ์ตามธรรมชาติ เช่น การอพยพ การเข้าสู่ช่วงเจริญพันธุ์ หรือสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม เป็นต้น (Davis and Gaylord, 2011)

## 2. ผลของการอดอาหารต่อกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหาร

การอดอาหารทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ที่ย่อยคาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate-digesting enzymes) ไขมัน (Lipid-digesting enzymes) และโปรตีน (Protein-digesting enzymes) ซึ่งมีการตอบสนองที่ต่างกันไปในปลาแต่ละชนิด การตอบสนองของเอนไซม์ที่ย่อยชีวโมเลกุลทั้ง 3 กลุ่มมีรายละเอียดดังนี้

### 2.1 เอนไซม์ย่อยคาร์โบไฮเดรต

การตอบสนองของสมดุลการใช้คาร์โบไฮเดรตในปลามักศึกษาโดยใช้เอนไซม์แอลฟาอะไมเลสเป็นหลักฐาน (Chen *et al.*, 2007; Eroldoğan *et al.*, 2008; Furné *et al.*, 2008; Shan *et al.*, 2009; Thongprajukaew *et al.*, 2011; Abolfathi *et al.*, 2012; Zeng *et al.*, 2012) การศึกษาในปลาหลายชนิดพบว่า การอดอาหารและกลับมาให้อาหารอีกครั้งมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์อะไมเลสที่แตกต่างกัน การศึกษาในปลา Sturgeon (*Acipenser naccarii*) และปลา Trout (*Oncorhynchus mykiss*) ตัวเต็มวัยที่อดอาหารนาน 10 วัน (Furné *et al.*, 2008) พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์อะไมเลสมีค่าลดลงก่อนเอนไซม์โปรติเอสและไลเปส และมีค่าเพิ่มขึ้นเมื่อมีการให้อาหารอีกครั้ง แสดงให้เห็นว่าปลาทั้งสองชนิดใช้พลังงานจากคาร์โบไฮเดรตได้ต่ำในช่วงแรก เนื่องจากเป็นปลากินเนื้อจึงปรับตัวเพื่อใช้พลังงานจากโปรตีนและไขมันเป็นหลัก สำหรับการศึกษาใน Southern catfish (*Silurus meridionalis*) พบว่ากิจกรรมของอะไมเลสในลำไส้ส่วนหน้า ส่วนกลาง และส่วนท้ายของปลาที่อดอาหารมีค่าไม่แตกต่างทางสถิติ ( $P>0.05$ ) กับปลาในกลุ่มควบคุม ขณะที่กิจกรรมของเอนไซม์ที่ย่อยโปรตีนและไขมันมีค่าลดลง (Zeng *et al.*, 2012) สาเหตุเนื่องจากปลาดุกกินอาหารที่มีองค์ประกอบส่วนใหญ่เป็นโปรตีนและไขมัน (Fu and Xie, 2005) สำหรับในปลาวัยอ่อนที่มีพฤติกรรมกินอาหารต่างกัน ได้แก่ ปลากินเนื้อ เช่น Yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*) (Chen *et al.*,

2007) ปลากินพืชและสัตว์ เช่น Miiuy croaker (*Miichthys miiuy*) (Shan *et al.*, 2009) หรือปลากินพืช เช่น Roach (*Rutilus rutilus caspicus*) (Abolfathi *et al.*, 2012) พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์อะไมเลสมีค่าลดลง เช่นเดียวกันเมื่อปลาอดอาหาร ทำให้ลูกปลาได้รับพลังงานจากคาร์โบไฮเดรตไม่เพียงพอ อย่างไรก็ตาม สัตว์น้ำที่มีอายุมากขึ้นอาจได้รับพลังงานชดเชยในส่วนนี้จากการสลายไกลโคเจนที่สะสมไว้ (Johnston *et al.*, 2004) การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์อะไมเลสในปลาที่อดอาหารบ่งชี้ถึงการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาในการใช้ประโยชน์จากคาร์โบไฮเดรต ดังนั้น ปลาอาจปรับตัวเพื่อลดการใช้พลังงานหรือใช้พลังงานจากแหล่งอื่นเพื่อทดแทน

## 2.2 เอนไซม์ย่อยไขมัน

การตอบสนองของสมดุลการใช้ไขมันในปลามักศึกษาโดยใช้เอนไซม์ไลเปสเป็นหลัก (Kim *et al.*, 2001; Yang *et al.*, 2007; Eroldoğlan *et al.*, 2008; Fan *et al.*, 2008; Furné *et al.*, 2008; Shan *et al.*, 2009; Zeng *et al.*, 2012) กิจกรรมของเอนไซม์ไลเปสในปลาวัยอ่อนมักมีค่าสูง เนื่องจากปลาต้องใช้อินทรีย์ไขมันเพื่อสลายไขมันเป็นแหล่งพลังงานในช่วงแรก (Hoehne-Reitan *et al.*, 2001) แต่เมื่อปลาเริ่มพัฒนาการสูงขึ้น กิจกรรมของเอนไซม์อาจมีแนวโน้มต่ำลง (Thongprajukaew *et al.*, 2010) การศึกษาใน Turbot (*Scophthalmus maximus*) (Hoehne-Reitan *et al.*, 2001), Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) (Bolasino *et al.*, 2006), Ricefield eel (*Monopterus albus*) (Yang *et al.*, 2007), Topmouth culter (*Culter alburnus*) (Fan *et al.*, 2008), Miiuy croaker (Shan *et al.*, 2009) และ Southern catfish (Zeng *et al.*, 2012) พบว่าปลาที่อดอาหารจะมีกิจกรรมของไลเปสในระดับต่ำกว่าปลาที่ให้อาหารปกติ ขณะที่การศึกษาใน กุ้งขาว (*Penaeus vannamei*) พบว่าการอดอาหารทำให้กิจกรรมของเอนไซม์ไลเปสมีค่าเพิ่มขึ้น ซึ่งอาจเป็นผลมาจากกุ้งวัยอ่อนอาจใช้ไขมันเป็นแหล่งพลังงานหลักในช่วงที่มีการอดอาหาร (Rivera-Pérez *et al.*, 2010) อย่างไรก็ตาม กิจกรรมของเอนไซม์ไลเปสอาจไม่สามารถใช้เป็นตัวบ่งชี้การเปลี่ยนแปลงในภาวะที่ปลาอดอาหารในระยะสั้นได้ (Chen *et al.*, 2007) เนื่องจากไขมันไม่ได้เป็นแหล่งพลังงานหลักในการอดอาหารในระยะเวลาดังกล่าว (Johnston *et al.*, 2004)

## 2.3 เอนไซม์ย่อยโปรตีน

การตอบสนองต่อการใช้อินทรีย์จากโปรตีนในภาวะที่ปลาอดอาหารมักศึกษาโดยใช้เอนไซม์ 2 กลุ่ม ประกอบด้วยเอนไซม์เปปซินซึ่งเป็นตัวแทนของการย่อยในกระเพาะอาหาร (Gastric digestion) และเอนไซม์กลุ่มเซอรินโปรติเอส ได้แก่ ทริปซิน และโคโมทริปซิน ซึ่งมีบทบาทหลักในการย่อยโปรตีน และเป็นตัวแทนของการย่อยโปรตีนในลำไส้เล็ก (Intestinal digestion) การศึกษาในปลาหลายชนิดพบว่าการอดอาหารมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของโปรติเอสที่แตกต่างกัน (Gildberg, 2004; Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006; Chan *et al.*, 2008) ในปลานิล (*Oreochromis mossambicus*) การอดอาหารระยะเวลา 5–7 วัน ไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเปปซิน (Chan *et al.*, 2008) เช่นเดียวกับการอดอาหารในช่วง 10–25 วัน ใน Atlantic cod (*Gadus morhua*) (Gildberg, 2004) ขณะที่ในปลากะพงแดงหน้าตั้ง (*Lutjanus sebae*)

ที่อดอาหาร 11 วัน (Qu and Liu, 2007), Ricefield eel ที่อดอาหาร 10 วัน (Yang *et al.*, 2007) และ Chinese snakehead (*Channa asiatica*) ที่อดอาหาร 12 วัน (Hu, 2010) พบว่ากิจกรรมของเปปซินมีค่าลดลง เช่นเดียวกับการศึกษาใน Atlantic salmon (*Salmo salar*) ที่พบว่าการอดอาหารทำให้กิจกรรมของเปปซินลดลงอย่างมีนัยสำคัญ ( $P < 0.05$ ) และเมื่อกลับมาให้อาหารอีกครั้งเป็นเวลา 26 วัน ยังพบว่ากิจกรรมของเอนไซม์ยังอยู่ในระดับที่ต่ำกว่ากลุ่มควบคุม (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006) อย่างไรก็ตามใน Southern catfish ที่อดอาหาร 32 วัน พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์เปปซินมีค่าสูงกว่าปลาในกลุ่มควบคุมอย่างมีนัยสำคัญ ( $P < 0.05$ ) ซึ่งอาจเกิดขึ้นเนื่องจากปลาชนิดนี้สามารถรักษาระดับของเปปซินในเจน (Pepsinogen) ในต่อมแกสตริก (Gastric gland) ไว้ได้ และสามารถเปลี่ยนแปลงเป็นเปปซินได้ทันทีเมื่อกินอาหาร (Zeng *et al.*, 2012)

การตอบสนองของเอนไซม์ทริปซินมีทิศทางที่แตกต่างกันในปลาแต่ละชนิด การศึกษาในปลา Roach พบว่าการอดอาหารหรือการให้อาหารซ้ำไม่มีผลอย่างมีนัยสำคัญต่อการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ (Abolfathi *et al.*, 2012) เนื่องจากโปรตีนที่ถูกย่อยโดยทริปซินอาจไม่ใช่แหล่งพลังงานหลักในช่วงที่มีการอดอาหาร (Johnston *et al.*, 2004) การศึกษาในปลาหลายชนิด เช่น Atlantic cod (Gildberg, 2004), Japanese flounder (Bolasino *et al.*, 2006), Yellowtail kingfish (Chen *et al.*, 2007) และ Southern catfish (Zeng *et al.*, 2012) พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์ทริปซินจะมีค่าลดลงเมื่อปลาอดอาหาร อย่างไรก็ตาม กิจกรรมของเอนไซม์อาจกลับเข้าสู่ภาวะปกติ (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006) หรือเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญอีกครั้งในภายหลังเพื่อช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโตและการใช้ประโยชน์จากโปรตีน (Chan *et al.*, 2008) การเปลี่ยนแปลงของเอนไซม์ทริปซินต่อภาวะอดอาหารที่แตกต่างกัน ทำให้สามารถใช้เอนไซม์ชนิดนี้เพื่อตรวจสอบระยะวิกฤตของปลาวัยอ่อน (Bolasina *et al.*, 2006) การตอบสนองทางโภชนาการ และการเจริญเติบโตได้ (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006) อย่างไรก็ตาม บางกรณีปลาอาจมีกิจกรรมของเอนไซม์ทริปซินในระดับสูงเมื่ออดอาหาร (Einarsson *et al.*, 1996)

การศึกษาในปลา Atlantic cod ที่อดอาหารเป็นเวลานาน พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์โคโมทริปซินลดลง แต่ไม่มีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเทียบกับปลากลุ่มควบคุม ( $P > 0.05$ ) สาเหตุอาจเกิดขึ้นจากการที่ปลาชนิดนี้เป็นปลานักล่า ซึ่งต้องผลิตเอนไซม์เพื่อย่อยเหยื่ออยู่ตลอดเวลา (Gildberg, 2004) หรืออาจเกิดขึ้นเนื่องจากอวัยวะที่สร้างเอนไซม์เกิดความเสียหายในช่วงที่มีการอดอาหาร (Gawlicka *et al.*, 2000) ทำให้ผลิตโปรเอนไซม์ (Proenzyme) ได้น้อยลง อย่างไรก็ตาม บางกรณีการอดอาหารทำให้กิจกรรมของเอนไซม์โคโมทริปซินมีค่าเพิ่มขึ้น (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006; Chan *et al.*, 2008) ซึ่งอาจเกี่ยวข้องกับกลไกการทำลายสารพิษของเซลล์ซึ่งส่วนใหญ่เป็นสารประกอบที่มีวงแหวน เมื่อปลาอยู่ในภาวะที่ถูกจำกัดอาหาร (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006) การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยโปรตีนทั้ง 3 ชนิดที่กล่าวมาพบว่ามีทิศทางที่แตกต่างกันในปลาแต่ละชนิด อย่างไรก็ตาม ในภาวะอดอาหารปลามักปรับตัวโดยลดการหมุนเวียนของโปรตีน (protein turnover) ได้แก่ การสลาย การออกซิเดชัน และการสร้าง ในกรณีที่ปลา

มีการอดอาหารเป็นระยะเวลาสั้น อาจมีการสลายโปรตีนบางส่วนจากเนื้อเยื่อ จนมีผลต่อสมดุลของโปรตีนในระยะยาว

### 3. ผลของการอดอาหารต่อการเปลี่ยนแปลงจุลกายวิภาคของอวัยวะย่อยอาหาร

ลักษณะทางจุลกายวิภาคของอวัยวะในระบบย่อยอาหารมีการเปลี่ยนแปลงที่สัมพันธ์กับกิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหาร จึงเป็นตัวชี้วัดที่สามารถอธิบายการตอบสนองทางโภชนาการของปลาในภาวะที่อดอาหารได้ดี (Chen *et al.*, 2007; Zeng *et al.*, 2012) การอดอาหารของปลาทำให้โครงสร้างและหน้าที่ของอวัยวะสำคัญที่ย่อยอาหาร (Digestive organs) ได้แก่ กระเพาะอาหาร (Stomach) และลำไส้ (Intestine) และอวัยวะช่วยย่อย (Accessory organs) ได้แก่ ตับ (Liver) และตับอ่อน (Pancreas) เปลี่ยนแปลงไปจากเดิม ซึ่งทำให้ความสามารถในการย่อยและดูดซึมสารอาหารมีประสิทธิภาพต่ำลงเมื่อปลาได้รับอาหารอีกครั้ง (Gisbert *et al.*, 2004) การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวอาจเป็นสาเหตุสำคัญที่ทำให้ปลาว่ายอ่อนตาย เนื่องจากไม่สามารถย่อยอาหารได้ แม้ว่าจะมีอาหารอยู่ในทางเดินอาหารก็ตาม

การศึกษาในปลาหลายชนิดพบว่า การอดอาหารทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของอวัยวะย่อยอาหาร เช่น การฝ่อของกระเพาะอาหารและลำไส้ (Segner and Möller, 1984) ขนาดเซลล์ของเนื้อเยื่อบุผิวในทางเดินอาหารเล็กลง (Gisbert *et al.*, 2004) ทางเดินอาหารสั้น (Rios *et al.*, 2004; Abolfathi *et al.*, 2012) ความหนาและความยาวของซีแกมลดลง (Rios *et al.*, 2004) ความหนาของชั้นมิวโคซารีในกระเพาะอาหารและลำไส้ลดลง และความหนาแน่นของเซลล์กอบเลต (Goblet cell) และไมโครวิลไล (Microvilli) ลดลง (Zeng *et al.*, 2012) เป็นต้น สำหรับการเปลี่ยนแปลงของอวัยวะช่วยย่อยอาหารที่พบ เช่น ถุงน้ำดีมีขนาดใหญ่ขึ้น (Gwak *et al.*, 1999) เซลล์และนิวเคลียสของตับและตับอ่อนเกิดความเสียหาย รวมทั้งมีปริมาณของไกลโคเจนและไขมันที่สะสมในเซลล์ตับในปริมาณที่ลดลง (Crespo *et al.*, 2001) เป็นต้น ซึ่งการเปลี่ยนแปลงของลักษณะดังกล่าวข้างต้นนี้มักมีความรุนแรงมากขึ้นเมื่อปลาอดอาหารเป็นเวลานาน

### 4. ผลของการอดอาหารและการให้อาหารอีกครั้งต่อพฤติกรรมการกิน

การตอบสนองต่อการกินภายหลังจากการอดอาหารมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของปลาและภาวะที่ใช้ในการทดลอง (Wu *et al.*, 2002) การศึกษาใน Gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) (Wu *et al.*, 2002; Zhu *et al.*, 2004), Chinese longsnout catfish (*Leiocassis longirostris*) (Zhu *et al.*, 2004), ปลากะพงขาว (*Lates calcarifer*) (Tian and Qin, 2004) และม้าน้ำ (*Hippocampus trimaculatus* และ *H. kuda*) (Sheng *et al.*, 2007) พบว่าปลาสามารถกินอาหารได้มากขึ้น (Hyperphagia) เมื่อได้รับอาหารอีกครั้ง โดยแนวโน้มของการกินอาหารอาจแตกต่างกัน เช่น Gibel carp และ Chinese longsnout catfish กินอาหารได้เพิ่มขึ้นตามระยะเวลาที่ให้อาหาร ส่วนปลากะพงขาว กินอาหารได้มากในช่วงแรก และค่อยๆ ลดลงในช่วงหลัง อย่างไรก็ตาม ปลาบางชนิดอาจตอบสนองโดยการกินอาหารให้น้อยลงเมื่อได้รับอาหารอีกครั้ง เช่น European minnows (*Phoxinus phoxinus*) (Wu *et al.*, 2002) เป็นต้น การเปลี่ยนแปลงทำให้ปลาที่มีประสิทธิภาพการแลกเนื้อ (Feed conversion efficiency) อัตราการย่อย (Digestion rate) และประสิทธิภาพการย่อย

(Digestibility) ที่แตกต่างกัน ตัวอย่างการเปลี่ยนแปลงพฤติกรรมการกินหลังจากอดอาหารและให้อาหารอีกครั้งแสดงดังตารางที่ 1

### 5 .การประยุกต์ใช้ความรู้ทางเอนไซม์เพื่อใช้ในการจัดการให้อาหาร

การศึกษากิจกรรมของเอนไซม์ย่อยอาหารในช่วงที่ปลาอดอาหารทำให้เข้าใจเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงทางโภชนาการของปลามากขึ้น ซึ่งอาจเป็นแนวทางหนึ่งที่ทำให้ปลาวัยอ่อนมีอัตราการรอดที่สูงขึ้น (Bolasina *et al.*, 2006; Xiujuan *et al.*, 2008; Shan *et al.*, 2009) สำหรับปลาที่อยู่ในวัยกำลังเจริญเติบโต (Growing) การอดอาหารและกลับมาให้อาหารอีกครั้งพบว่าช่วยกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ย่อยอาหารให้มีกิจกรรมสูงขึ้น (Rungruangsak-Torrissen *et al.*, 2006; Chan *et al.*, 2008; Furné *et al.*, 2008) เพื่อส่งเสริมการใช้ประโยชน์จากอาหารและชักนำให้มีการเจริญเติบโตที่รวดเร็ว ชดเชยการสูญเสียพลังงานในภาวะที่อาหารถูกจำกัด หลักการดังกล่าวสามารถนำไปประยุกต์ใช้ในปลาหลายชนิด (ตารางที่ 2) ซึ่งพบว่าช่วยเพิ่มการเจริญเติบโตได้ดี นอกจากนี้การให้ปลาเจริญเติบโตโดยวิธีการดังกล่าวยังทำให้น้ำในระบบเลี้ยงมีคุณภาพดีขึ้น เนื่องจากปลากินอาหารจนหมด คุณภาพของซากไม่แตกต่างทางสถิติ ( $P > 0.05$ ) เมื่อเปรียบเทียบกับปลาที่ให้อาหารแบบปกติ (Tian and Qin, 2004; Zhu *et al.*, 2004; Cho *et al.*, 2006; Tian *et al.*, 2010) หรืออาจทำให้คุณภาพของเนื้อดีขึ้น (Foss *et al.*, 2009) อีกทั้งยังลดภาระในการให้อาหารตามตารางเวลา ซึ่งมีช่วงที่ไม่ต้องให้อาหารปลาเป็นบางครั้ง อย่างไรก็ตาม การอดอาหารในระยะเวลาที่ไม่เหมาะสมก็ไม่สามารถส่งเสริมการเจริญเติบโตได้เช่นเดียวกัน อีกทั้งอาจทำให้ปลาเกิดภาวะทุโภชนาการได้ (Malnutrition) (Chan *et al.*, 2008)

**Table 1.** Effects of starvation on feeding behaviours after re-feeding

Fish species	Feeding treatment		Feeding performance	References
	Starvation time	Re-feeding time		
Juvenile barramundi ( <i>Lates calcarifer</i> )	2 weeks (50–75% satiation)	5 weeks	Relatively higher feeding rate (FR), similar feed conversion efficiency (FCE) and apparent digestibility (AD), when compared with control	Tain and Qin (2004)
Juvenile olive flounder ( <i>Paralichthys olivaceus</i> )	1 week	7 weeks	No significant differences in feed consumption (FC), feed efficiency ratio (FER), protein efficiency ratio and protein retention, when compared with control	Cho <i>et al.</i> (2006)
Juvenile seahorses ( <i>Hippocampus kuda</i> )	48 h	1 h	Significantly higher first FR and feeding intensity, when compared with control	Sheng <i>et al.</i> (2007)
Juvenile seahorses ( <i>Hippocampus trimaculatus</i> )	24 h	1 h	Significantly higher first FR and feeding intensity, when compared with control	Sheng <i>et al.</i> (2007)
Juvenile Atlantic halibut ( <i>Hippoglossus hippoglossus</i> )	5 weeks  (Starvation and re-feeding cycle was repeated for 3 years)	10 weeks	Significantly higher FCE (40%) and significantly lower feed consumption (86%), when compared with control	Foss <i>et al.</i> (2009)
Juvenile whitefish ( <i>Coregonus lavaretus</i> )	2 days  (Starvation and re-feeding cycle was repeated for 6 weeks)	5 days	Relatively lower feed intake when compared with control	Känkänen and Pirhonen (2009)
Juvenile tilapia ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	2–3 days	30 days	Significantly higher FCE (40%) and significantly lower in amount of feed used, when compared with control	Roa and Vicente (2009)
Juvenile tongue sole ( <i>Cynoglossus semilaevis</i> )	4 days	60 days	Similar feed consumption and FR, relatively higher AD, and significantly higher FCR, when compared with control	Tian <i>et al.</i> (2010)



Table 2. Effects of Starvation and Re-Feeding on fish growth performances

Fish species	Feeding treatment		Growth performance	References
	Starvation time	Re-feeding time		
Atlantic cod ( <i>Gadus morhua</i> )	10 days	24 days	Starved fish grew faster than control fish for 1.9 times	Bélangier <i>et al.</i> (2002)
Juvenile olive flounder ( <i>Paralichthys olivaceus</i> )	1 week	7 weeks	No significant differences in body weight, weight gain and specific growth rate (SGR) between starved and control fish	Cho <i>et al.</i> (2006)
Tilapia ( <i>Oreochromis mossambicus</i> )	7 days	1 day	No significant differences in body weights between starved and control fish	Chan <i>et al.</i> (2008)
Juvenile hybrid tilapia ( <i>Oreochromis niloticus</i> × <i>O. aureus</i> )	4 months (deprivation for 1 or 2 days week <sup>-1</sup> )	2 months	Juvenile showed similar weight and SGR when compare with control	Abdel-Hakim <i>et al.</i> (2009)
Juvenile Atlantic halibut ( <i>Hippoglossus hippoglossus</i> )	5 weeks  (Starvation and re-feeding cycle was repeated for 3 years)	10 weeks	Higher body weight (6%) was observed in cycled fish when compared with control	Foss <i>et al.</i> (2009)
Juvenile tilapia ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	2–3 days	30 days	Juveniles showed accelerated growth by increasing weight (1.07 folds), weight gain (1.15 folds) and SGR (1.11 folds) when compared with control fish	Roa and Vicente (2009)
Sea bass ( <i>Dicentrarchus labrax</i> )	2 months	2 months	No significant differences in body weight between starved and control fish at the end of experiment	Chatzifotis <i>et al.</i> (2011)
Juvenile Persian sturgeon ( <i>Acipenser persicus</i> )	1 week	4 weeks	Juveniles showed significant increase in SGR (1.25 folds) and weight gain (1.33 folds) but similar in final weight when compared to control	Yarmohammadi <i>et al.</i> (2012)

## 6 .สรุป

ภาวะการอดอาหารทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ที่ย่อยคาร์โบไฮเดรต (อะไมเลส) ไขมัน (ไลเปส) และโปรตีน (เปปซิน ทริปซิน และโคโมทริปซิน) ซึ่งมีการตอบสนองที่แตกต่างกันขึ้นอยู่กับช่วงระยะเวลาการเจริญของปลา ชนิดของปลา และการให้อาหาร โดยเกิดควบคู่กับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างและหน้าที่ของอวัยวะสำคัญที่ย่อยอาหาร (กระเพาะอาหารและลำไส้เล็ก) และอวัยวะช่วยย่อย (ตับและตับอ่อน) นอกจากนี้ ยังมีผลต่อการกระตุ้นการกินอาหารภายหลังจากการอด ซึ่งมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของปลา และภาวะที่ใช้ในการทดลอง ดังนั้น การอดอาหารในระยะเวลาที่เหมาะสมและให้อาหารอีกครั้งอาจเป็นทางเลือกหนึ่งในการจัดการอาหารให้มีประสิทธิภาพ เพื่อให้ปลาใช้ประโยชน์จากอาหารได้อย่างเต็มที่ เพิ่มอัตราการรอด และช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโต อย่างไรก็ตาม การอดอาหารเพื่อให้ปลามีการเจริญเติบโตที่ดี อาจต้องพิจารณาปัจจัยต่างๆ ให้ครอบคลุม เนื่องจากการอดอาหารในสภาวะที่ไม่เหมาะสมอาจส่งผลให้ปลาเกิดภาวะทุโภชนาการได้ นอกจากนี้ การศึกษาเกี่ยวกับความจำเพาะของปัจจัยทั้งภายนอกและภายในตัวปลา เพื่อนำความรู้ดังกล่าวมาใช้ให้เกิดประโยชน์ก็เป็นสิ่งที่ควรศึกษา

### เอกสารอ้างอิง

- Abdel-Hakim, N.F., H.A. Abo State, A.A. Al-Azab and Kh.F. El-Kholy. 2009. Effect of feeding regimes on growth performance of juvenile hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* x *O. aureus*). World Journal of Agricultural Sciences 5 (1), 49–54.
- Abolfathi, M., A. Hajimoradloo, R. Ghorbani and A. Zamani. 2012. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in juvenile roach, *Rutilus rutilus caspicus*. Comparative Biochemistry and Physiology 161A, 166–173.
- Bélangier, F., P.U. Blier and J-D. Dutil. 2002. Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Fish Physiology and Biochemistry 26, 121–128.
- Bolasina, S., A. Pérez and Y. Yamashita. 2006. Digestive enzymes activity during ontogenetic development and effect of starvation in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. Aquaculture 252, 503–515.
- Chan, C-R., D-N. Lee, Y-H. Cheng, D.J-Y. Hsieh and C-F. Weng. 2008. Feed deprivation and re-feeding on alterations of proteases in tilapia *Oreochromis mossambicus*. Zoological Studies 47, 207–214.
- Chatzifotis, S., M. Papadaki, S. Despoti, C. Roufidou and E. Antonopoulou. 2011. Effect of starvation and re-feeding on reproductive indices, body weight, plasma metabolites and oxidative enzymes of sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Aquaculture 316, 53–59.

- Chen, B.N., J.G. Qin, J.F. Carragher, S.M. Clarke, M.S. Kumar and W.G. Hutchinson. 2007. Deterious effects of food restrictions in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* during early development. *Aquaculture* 271, 326–335.
- Cho, S.H., S-M. Lee, B.H. Park and S-C. Ji. 2006. Compensatory growth of juvenile olive flounder, *Paralichthys olivaceus* L., and changes in proximate composition and body condition indexes during fasting and after refeeding in summer season. *Journal of the World Aquaculture Society* 37(2), 168–174.
- Crespo, S., M.M. de Mateo, C.A. Santamaría, R. Sala, A. Grau and E. Pastor. 2001. Histopathological observations during larval rearing of common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae). *Aquaculture* 192, 121–132.
- Davis, K.B. and T.G. Gaylord. 2011. Effect of fasting on body composition and responses to stress in sunshine bass. *Comparative Biochemistry and Physiology* 158A, 30–36.
- Einarsson, S., P.S. Davies and C. Talbot. 1996. The effects of feeding on the secretion of pepsin, trypsin and chymotrypsin in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fish Physiology and Biochemistry* 15, 439–446.
- Eroldoğlan, O.T., C. Suzer, O. Taşbozan and S. Tabakoğlu. 2008. The effects of rate-restricted feeding regimes in cycles on digestive enzymes of gilthead sea-bream, *Sparus aurata*. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 82, 49–54.
- Fan, Q.X., P. Cheng and W.Q. Liu. 2008. Effects of starvation and refeeding on activities of digestive enzymes in *Culter alburnus* Basilewsky juveniles. *Journal of Fisheries Sciences of China* 15, 439–445.
- Foss, A., A.K. Imsland, E. Vikingstad, S.O. Stefansson, B. Norberg, S. Pedersen, T. Sandvik and B. Roth. 2009. Compensatory growth in Atlantic halibut: Effect of starvation and subsequent feeding on growth, maturation, feed utilization and flesh quality. *Aquaculture* 290, 304–310.
- Fu, S.J. and X.J. Xie. 2005. Effect of dietary carbohydrate levels on growth performance in *Silurus meridionalis* Chen. *Acta Hydrobiologica Sinica* 29, 393–398.
- Furné, M., M. García-Gallego, M.C. Hidalgo, A.E. Morales, A. Domezain, J. Domezain and A. Sanz. 2008. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in sturgeon (*Acipenser naccarii*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 149A, 420–425.

- Gawlicka, A., B. Parent, M.H. Horn, N. Ross, I. Opstad and O.J. Torrissen. 2000. Activity of digestive enzymes in yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): indication of readiness for first feeding. *Aquaculture* 184, 303–314.
- Gildberg, A., 2004. Digestive enzyme activities in starved pre-slaughter farmed and wild-captured, Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture* 238, 343–353.
- Gisbert, E., H.P. Raul and E.C. Douglas. 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture* 232, 455–470.
- Gwak, W.S., T. Seikai and M. Tanaka. 1999. Evaluation of starvation status of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics. *Fisheries Science* 65, 339–346.
- Hu, Y.Z., 2010. The digestive organ index and protease activities of *Channa asiatica* in responses to starvation. *Chinese Journal of Biology* 27, 64–66.
- Hoehne-Reitan, K., E. Kjørsvik and D.R. Gjellesvik. 2001. Development of bile salt-dependent lipase in larval turbot. *Journal of Fish Biology* 58, 737–745.
- Johnston, D.J., A.J. Ritar and C.W. Thomas. 2004. Digestive enzyme profiles reveal digestive capacity and potential energy sources in fed and starved spiny lobster (*Jasus edwardsii*) phyllosoma larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology* 138B, 137–144.
- Känkänen, M. and J. Pirhonen. 2009. The effect of intermittent feeding on feed intake and compensatory growth of whitefish *Coregonus lavaretus* L. *Aquaculture* 288, 92–97.
- Kim, B.G., S. Divakaran, C.L. Brown and A.C. Ostrowski. 2001. Comparative digestive enzyme ontogeny in two marine larval fishes: Pacific threadfin (*Polydactylus sexfilis*) and bluefin trevally (*Caranx melampygus*). *Fish Physiology and Biochemistry* 24, 225–241.
- Kolkovski, S., 2001. Digestive enzymes in fish larvae and juveniles-implications and application to formulated diets. *Aquaculture* 200(1–2), 181–201.
- Miller, T.G., L.B. Crowder and J.A. Rice. 1988. Larvae size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 1657–1670.
- Qu, Y.J. and Z.W. Liu. 2007. Effects of starvation and refeeding on digestive enzyme activity of *Lutjanus sebae* juveniles. *Acta Oceanologica Sinica* 29, 86–91.

- Rana, K.J., 1985. Influence of egg size on the growth of onset of feeding, point-of-no-return, survival and straved *Oreochromis mossambicus* fry. *Aquaculture* 46, 119–131.
- Rios, F.S., A.L. Kalinin and F.T. Rantin. 2004. Changes in gut gross morphometry of traíra, *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Erythrinidae) during long-term starvation and after refeeding. *Brazilian Journal of Biology* 64, 683–689.
- Rivera-Pérez, C., M.A.N. del Toro and F.L. García-Carreño. 2010. Digestive lipase activity through development and after fasting and re-feeding in the whiteleg shrimp *Penaeus vannamei*. *Aquaculture* 300, 163–168.
- Roa, R.L. and H.J. Vicente. 2009. Compensatory weight gain and muscle tissue biochemical composition of GET excel Tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles. *Journal of Environment and Aquatic Resources*. 1(1), 99–111.
- Rungruangsak-Torrissen, K., R. Moss, L.H. Andresen, A. Berg and R. Waagbø. 2006. Different expressions of trypsin and chymotrypsin in relation to growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiology and Biochemistry* 32, 7–23.
- Segner, H. and H. Möller. 1984. Electron microscopical investigations on starvation induced liver pathology in flounders *Platichthys flesus*. *Marine Ecology Progress Series* 19, 193–196.
- Shan, X-J., W. Huang, L. Cao, Z-Z. Xiao and S-Z. Dou. 2009. Ontogenetic development of digestive enzymes and effect of starvation in miiuy croaker *Miichthys miiuy* larvae. *Fish Physiology and Biochemistry* 35, 385–398.
- Sheng, J., Q. Lin, Q. Chen, L. Shen and J. Lu. 2007. Effect of starvation on the initiation of feeding, growth and survival rate of juvenile seahorses, *Hippocampus trimaculatus* Leach and *Hippocampus kuda* Bleeker. *Aquaculture* 271, 469–478.
- Thongprajukaew, K., U. Kovitvadi, A. Engkagul and K. Rungruangsak-Torrissen. 2010. Temperature and pH characteristics of amylase and lipase at different developmental stages of Siamese fighting fish (*Betta splendens* Regan, 1910). *Kasetsart Journal (Natural Science)* 44 (2), 210–219.
- Thongprajukaew, K., U. Kovitvadi, S. Kovitvadi, P. Somsueb and K. Rungruangsak-Torrissen. 2011. Effects of different modified diets on growth, digestive enzyme activities and muscle compositions in juvenile Siamese fighting fish (*Betta splendens* Regan, 1910). *Aquaculture* 322–323, 1–9.

- Tian, X., J. Fang and S. Dong. 2010. Effects of starvation and recovery on the growth, metabolism and energy budget of juvenile tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*). *Aquaculture* 310, 122–129.
- Tian, X. and J.G. Qin. 2004. Effects of previous ration restriction on compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture* 235, 273–283.
- Wu, L., S. Xie, X. Zhu, Y. Cui and J. Wootton. 2002. Feeding dynamics in fish experiencing cycles of feed deprivation: a comparison of four species. *Aquaculture Research* 33, 481–489.
- Xiujuan, S., H. Wei, C. Liang and W. Yunfei. 2008. Advances in studies of the effects of starvation on growth and development of fish larvae. *Journal of Ocean University of China* 7(3), 319–326.
- Yang, D.Q., F. Chen, G.L. Ruan, C.D. Hu and S.H. Cao. 2007. Effects of starvation on digestive enzyme activities of *Monopterus albus*. *Chinese Journal of Applied Ecology* 18, 1167–1170.
- Yarmohammadi, M., A. Shabani, M. Pourkazemi, H. Soltanloo and M.R. Imanpour. 2012. Effect of starvation and re-feeding on growth performance and content of plasma lipids, glucose and insulin in cultured juvenile Persian sturgeon (*Acipenser persicus* Borodin, 1897). *Journal of Applied Ichthyology* doi. 10.1111/j.1439-0426.2012.01969.x.
- Zeng, L-Q., F-J. Li, X-M. Li, Z-D. Cao, S-J. Fu and Y-J. Zhang. 2012. The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comparative Biochemistry and Physiology* 162A, 200–211.
- Zhu, X., S. Xie, Z. Zou, W. Lei, Y. Cui, Y. Yang and R.J. Wootton. 2004. Compensatory growth and food consumption in gibel carp, *Carassius auratus gibelio*, and Chinese longsnout catfish, *Leiocassis longirostris*, experiencing cycles of feed deprivation and re-feeding. *Aquaculture* 241, 235–247.